Pedobiologia **32**, 147–156 (1988)
VEB Gustav Fischer Verlag Jena

Laboratoire de Pédologie[1]) et Laboratoire de Biologie Animale[2]) de l'Université de Poitiers, France

Étude expérimentale de la contribution du crustacé isopode *Oniscus asellus* à la transformation des litières forestières sous chêne sessile

P. JAMBU[1]), P. JUCHAULT[2]) et J. P. MOCQUARD[2])

(Acceptée: 88-04-22)

1. Introduction

En milieu forestier, la décomposition des litières est fondamentalement l'œuvre des microorganismes. Néanmoins, la faune du sol contribue à la destruction de 7 à 23 % des résidus végétaux tombés au sol (KURCHEVA, 1967). Son intervention est directe, par action mécanique et biochimique, et/ou indirecte en favorisant l'action des microorganismes. Cependant, certains auteurs estiment que la présence de faune n'accélère que la décomposition des tissus les plus durs (HEATH *et al.*, 1966) ou à rapport C/N élevé (MALONE & REICHLE, 1973). De toute manière, il est certain que les invertébrés du sol sont capables de modifier les processus de décomposition des litières en agissant sur la microflore qui les colonise. En effet, VAN DER DRIFT & WITKAMP (1960), NICHOLSON *et al.* (1966), HANLON & ANDERSON (1979, 1980) ont montré que l'activité de la faune du sol favorise le développement des bactéries au détriment des champignons. Ces derniers sont très sensibles à la fragmentation provoquée par les animaux alors que les bactéries trouvent, lors du transit intestinal, un milieu favorable à leur croissance (STEFANIAK & SENICZAK, 1976).

Pour notre part, nous nous proposons de préciser, ici, le rôle joué par *Oniscus asellus*. On sait déjà que la quantité de résidus végétaux consommés varie avec leur dureté, leur degré de décomposition et leur teneur en glucides (NEUHAUSER & HARTENSTEIN, 1976). Elle dépend également de l'humidité du milieu (KURCHEVA, 1967) et de la température (MOCQUARD *et al.*, 1987).

Comme les isopodes sont abondamment distribués (VANDEL, 1960, 1962, NEUHAUSER & HARTENSTEIN, 1976), il nous a paru particulièrement important d'étudier expérimentalement leur influence sur la transformation des litières forestières provenant d'une chênaie sessiliflore.

2. Protocole expérimental

L'expérience a été réalisée au printemps dans une salle à 20 °C soumise à la photopériode naturelle. Six lots d'*Oniscus asellus* L. ont été placés dans des boîtes en plastique (60 individus par boîte) et nourris uniquement de feuilles mortes de chêne (*Quercus sessiliflora* SALISB.). Celles-ci ont été récoltées sous forêt en automne. Elles correspondent à la litière naturelle du sol formée d'un mélange de feuilles d'un an et de deux ans. Dans chaque boîte l'humidité a été maintenue à saturation par apport d'eau distillée.

Les boulettes fécales produites ont été prélevées soit quotidiennement, soit après un mois d'élevage. Dans ce dernier cas, une partie au moins des résidus végétaux a effectué plusieurs passages dans le tube digestif d'*Oniscus asellus* qui mange ses propres excréments (HASSALL & RUSHTON, 1982).

3. Techniques d'analyse

Nous avons analysé comparativement les feuilles, sans les nervures trop dures pour être consommées, et les boulettes fécales produites.

Le carbone des poudres a été dosé par combustion au Carmograph et celui des extraits aqueux à l'aide de l'analyseur Kontron Oceanography International qui comporte un détecteur à infrarouge. Le dosage de l'azote total a été effectué par la méthode Kjeldahl et celui de l'azote α aminé selon la technique de MOORE & STEIN (1954). Les

[1]) U. A. CNRS n° 721 «Pédologie, Pétrologie et Métallogénie de la Surface».
[2]) U. A. CNRS n° 673 «Physiologie et Génétique des Crustacés».

cations métalliques ont été dosés par absorption atomique après destruction de la matière organique par H_2O_2 puis $HClO_4$. Le taux de lignine a été déterminé selon la méthode de COWLING (1960).

Nous avons opéré dans les mêmes conditions que GUCKERT (1973) pour solubiliser les sucres hydrosolubles puis les polysaccharides qui ont ensuite été dosés selon la méthode de DUBOIS *et al.* (1956). La fraction hydrosoluble des feuilles et des fèces a été dispersée par agitation dans le méthanol durant 15 min (40 ml × g^{-1} de poudre) tandis que la chlorophylle et les lipides ont été extraits dans les mêmes conditions en utilisant comme solvant le chloroforme. Les composés humiques ont été dispersés par agitation (2 h) dans une solution de $Na_4P_2O_7$ 0,1 M. (3 extractions successives).

4. Expression des résultats

Ceux-ci sont exprimés en % du produit analysé. Il aurait été également intéressant de rapporter les résultats de l'analyse des fèces à la masse de feuilles initialement ingérées. Cela aurait permis de déterminer les pertes réelles de substance liées à l'alimentation d'*Oniscus asellus;* mais cela pose quelques problèmes. En effet, les pertes constatées en fin d'expérience sont imputables à la fois à la consommation des animaux et à la minéralisation sous l'influence des seuls microorganismes. De plus, la minéralisation n'a pas la même intensité en l'absence et en présence d'*Oniscus asellus* qui broute le mycelium se développant à la surface des feuilles (MOCQUARD *et al.*, 1987). Par ailleurs, les animaux morts en cours d'expérimentation sont mangés par les autres individus et leurs résidus incorporés aux fèces.

5. Résultats obtenus

5.1. Participation des Oniscoïdes dans la consommation des feuilles de chêne et la production de déjections en milieu naturel

Avant d'aborder l'étude au laboratoire des transformations de la matière végétale au cours du transit intestinal chez *Oniscus asellus,* il convient de faire part de quelques données concernant la consommation annuelle de la litière de feuilles par ces animaux, dans une forêt de chênes sessiles de l'Ouest de la France.

Les observations dans la nature et les résultats des études expérimentales ayant été rapportés dans une publication antérieure (MOCQUARD *et al.*, 1987), nous n'indiquerons ici que les faits essentiels permettant d'évaluer au niveau quantitatif, l'impact des Oniscoïdes dans la transformation de la matière végétale.

Parmi les cinq espèces observées dans la parcelle étudiée, deux d'entre elles sont nettement dominantes et représentent les ⅔ de la biomasse totale des Oniscoïdes; il s'agit de *Philoscia muscorum* SCOPOLI et d'*Oniscus asellus* LINNÉ. La biomasse totale varie peu au cours de l'année; les valeurs extrêmes étant de l'ordre de 23 kg à l'hectare en juin, au moment de la reproduction, et de 17 kg pendant la période de repos sexuel, à partir de septembre. Cette stabilité globale est le résultat de la coexistence d'espèces dont le cycle est annuel *(Philoscia muscorum, Trichoniscus pusillus)* et d'espèces dont le cycle s'étend sur deux ou trois ans *(Oniscus asellus, Eluma purpurascens, Porcellio gallicus).*

L'étude expérimentale de la consommation de feuilles et de la production de boulettes fécales, effectuée principalement chez *O. asellus,* à différentes températures, a permis d'évaluer à 210 kg de feuilles sèches la consommation annuelle des Oniscoïdes dans un hectare de forêt. De même, nous avons estimé à 160 kg, la masse de matière sèche restituée au sol forestier sous forme de boulettes fécales. La masse de feuilles de chêne recouvrant le sol dans la forêt étant de l'ordre de 3 tonnes à l'hectare de matière sèche, il semble donc que les Oniscoïdes puissent consommer 7 % de cette litière et en restituer 5 % sous forme de déjections. Comme la consommation de feuilles est accompagnée d'une ingestion de matière minérale du sol, fait que nous avons régulièrement observé, il se crée au niveau des fèces une association intime entre matière organique et matière minérale qui est fondamentale pour l'humification ultérieure des débris végétaux.

Enfin, nous avons pu vérifier qu'*Oniscus asellus* intervient encore en modifiant la composition de la microflore associée aux résidus foliaires: il limite la prolifération des champignons qui contribuent activement à la dégradation de la lignine en milieu forestier acide (DUCHAUFOUR, 1977).

5.2 Étude expérimentale de l'influence d'*Oniscus asellus* sur la décomposition des feuilles de chêne sessile

5.2.0. Note préliminaire

Oniscus asellus étant une des espèces les mieux représentées dans la forêt étudiée, nous l'avons sélectionnée en vue d'étudier expérimentalement son influence sur l'évolution des litières forestières. De plus, au niveau des excréments, il semblerait qu'il n'y ait pas de différence qualitative d'une espèce à l'autre (STRIGANOVA, 1968). Les animaux ont été nourris à 20 °C durant un mois avec la litière de feuilles mortes ramassée sur le terrain de collecte d'*Oniscus asellus*. Durant l'expérimentation, environ 21 % du matériel foliaire placé dans l'élevage a été éliminé par minéralisation ou assimilation.

La composition des résidus foliaires a été étudiée avant et après un (fèces 1 jour) ou plusieurs passages (fèces 1 mois) dans le tube digestif d'*Oniscus asellus*. Il est bien évident que les transformations observées seront imputables à l'action conjuguée d'*Oniscus asellus* et des microorganismes qui colonisent les feuilles, l'intestin des animaux et leurs fèces.

5.2.1. Matière minérale (tableau 1)

Comme *Oniscus asellus* ingère à la fois des résidus végétaux et de la matière minérale, la proportion de cendres des boulettes fécales est très supérieure à celle des feuilles lorsque l'élevage a été réalisé sur un support de plâtre humide.

Par ailleurs, on sait que les Oniscoïdes peuvent utiliser préférentiellement certains éléments métalliques (JOSSE & VAN VLIET, 1984). Pour mieux mettre en évidence cette sélectivité, on a réalisé un élevage sans support minéral. Dans ces conditions, il apparaît que tous les métaux initialement présents dans les feuilles se concentrent dans les déjections. Pour Ca, Mg, Mn, Fe et

Tableau 1. Dosage des cendres % et des éléments métalliques (milliequivalent g/100 g de matériel sec á 105°C)

Echantillons	Cendres [%]	Na	K	Ca
Feuilles initiales	7,8 ± 0,4	0,16 ± 0,05	1,42 ± 0,07	13,15 ± 0,78
Fèces (1 mois)	11,5 ± 0,4	0,26 ± 0,03	1,51 ± 0,05	14,50 ± 0,08
Concentration relative dans les fèces %	+47,4	+62,5	+6,3	+10,3

Echantillons	Mg	Mn	Fe	Al
Feuilles initiales	1,05 ± 0,04	3,13 ± 0,36	0,50 ± 0,02	0,54 ± 0,03
Fèces (1 Mois)	1,18 ± 0,03	3,49 ± 0,07	0,55 ± 0,02	0,60 ± 0,04
Concentration relative dans les fèces %	+12,4	+11,5	+10,0	+11,1

Al, le taux de concentration est sensiblement le même. L'augmentation relative mise en évidence est liée aux pertes en matière organique par assimilation ou minéralisation. A priori, on aurait pu s'attendre à une fixation sélective du calcium qui imprègne la cuticule d'*Oniscus asellus*. Mais le rejet de la carapace est précédé d'une mise en solution et d'une récupération du calcium. En conséquence, les pertes occasionnées par la mue ne dépassent pas 3 à 4 % de la masse sèche de l'animal (MAISSIAT, 1978). De plus l'exuvie est mangée et, de ce fait, son reliquat de calcium peut être récupéré partiellement au cours de la digestion, le reste contribuant à compenser au niveau des boulettes fécales, les prélèvements effectués par les individus qui viennent de muer.

Le potassium se concentre nettement moins dans les fèces que les éléments cités ci-dessus; il semble bien qu'une partie de celui-ci ait été prélevée par *Oniscus asellus*. Quant au sodium, tout se passe comme si les animaux en avaient cédé au milieu.

5.2.2. *Carbone et azote (tableau 2)*

Malgré des pertes pondérales importantes au cours de la digestion, la proportion de carbone des boulettes fécales est peu différente de celle des feuilles de chêne.

Par rapport au matérial végétal consommé, le taux d'azote organique des excréments diminue d'abord (fèces un jour), puis augmente (fèces un mois). Ces fluctuations semblent pour une grande part liées à l'évolution du taux d'azote protéique qui représente toujours plus de 60% de l'azote total. Des pertes initiales d'azote peuvent se produire en l'absence de faune, sous l'influence des seuls microorganismes (LUTZ & CHANDLER, 1964). Elles sont maximales lorsque le rapport C/N des végétaux en décomposition est compris entre 20 et 30, ce qui est précisément le cas ici. Mais les Oniscoïdes interviennent également car MARCUZZI & TURCHETTO LAFISCA (1976) ont mis en évidence des protéases dans le tube digestif d'*Oniscus* sp.

Tableau 2. Evolution des taux de carbone et d'azote

	C [%]	N [‰]	C/N	N α aminé [‰]	N α aminé / N total
Feuilles initiales	47,4 ± 0,4	15,82 ± 0,06	29,9	9,85 ± 0,09	62,2
fèces (1 jour)	46,7 ± 0,2	14,75 ± 0,12	31,7	9,14 ± 0,22	61,9
variation %	−1,5	−6,7		−7,2	
Feuilles incubées (1 mois)	48,0 ± 0,3	17,24 ± 0,29	27,8	10,70 ± 1,20	62,0
fèces (1 mois)	46,8 ± 0,7	18,02 ± 1,07	26,0	11,66 ± 1,13	64,7
variation %	−2,5	+4,5		+9,0	

L'augmentation du taux d'azote que l'on observe dans un deuxième temps est trop importante pour n'être que relative. Elle est certainement liée à l'intervention des microorganismes car on l'observe également lorsque les feuilles se décomposent en l'absence de faune (HOWARD & HOWARD, 1974; DOWLING, 1976). En présence d'*Oniscus asellus* qui stimule le développement des bactéries, la fixation biologique d'azote par la microflore est aussi à envisager. Mais l'intervention d'*Oniscus asellus* peut être plus directe et correspondre à la fixation d'une partie au moins de l'azote ammoniacal libéré par l'animal (WIESER & OBERHAUSER, 1984) ou encore à l'incorporation aux boulettes fécales des cadavres d'animaux morts en cours d'expérience et mangés par les autres individus.

5.2.3. *Composés hydrosolubles (tableau 3)*

Il est important de bien préciser l'action d'*Oniscus asellus* sur ces substances mobiles qui jouvent un grand rôle dans la pédogénèse.

En un mois et sous l'influence des seuls microorganismes les feuilles perdent environ 15% de leurs composés hydrosolubles, alors que dès le premier transit dans le tube digestif d'*Oniscus asellus* les pertes atteignent 40%. Comme des ingestions supplémentaires modifient relativement peu la proportion de ces substances dans les fèces, il apparaît que l'essentiel des composés solubles utilisables est absorbé par *Oniscus asellus* et/ou sa microflore associée dès le premier passage.

Parmi les substances utilisées, nous verrons plus loin qu'il y beaucoup de sucres simples. Mais les acides organiques et les phénols simples sont également dégradés par les Oniscoïdes (NEUHAUSER & HARTENSTEIN, 1976, 1978 REYES & TIEDJE, 1976), ce qui rend impossible leur migration dans le sol et/ou leur polymérisation en composés humiques.

5.2.4. *Lipides (tableau 3)*

Les lipides se concentrent légèrement dans les fèces. Pourtant, leur utilisation par *Oniscus asellus* est possible, puisque MARCUZZI & LAFISCA (1976) ont trouvé des lipases dans le tube digestif d'individus du genre *Oniscus*. En fait toute stimulation des microorganismes, ce qui est le cas ici, s'accompagne d'une synthèse de lipides (MAGNOUX, 1982) qui masque les processus de dégradation. Comme les lipides microbiens n'ont pas la même distribution que ceux des plantes,

Tableau 3. Dosage des composés hydrosolubles organosolubles et de la lignine

	Composés hydrosolubles (1)	Chlorophylles + lipides (1)	lignine (2)
Feuilles initiales	3,10 ± 0,12	1,27 ± 0,06	42,0 ± 0,3
fèces (1 jour)	1,87 ± 0,10	1,36 ± 0,04	44,3 ± 0,7
variation %	−39,7	+7,0	+5,5
Feuilles incubées (1 mois)	2,62 ± 0,11	1,10 ± 0,10	45,1 ± 0,5
fèces (1 mois)	1,59 ± 0,20	1,29 ± 0,16	46,7 ± 0,9
variation %	−39,3	+17,3	+1,6

Résultats exprimés (1) en % du carbone organique total (2) en % de substance sèche à 105 °C.

seule une analyse détaillée de ce groupe de substances permettrait d'évaluer les transformations induites par *Oniscus asellus*.

5.2.5. Lignine (tableau 3)

Les animaux considérés n'ont pas la possibilité de dégrader la lignine (NEUHAUSER & HARTENSTEIN, 1978). En conséquence, celle-ci se concentre d'autant plus dans leurs boulettes fécales que l'assimilation des autres constituants foliaux est plus importante. Les Oniscoïdes pourraient cependant accélérer indirectement l'évolution de ce polymère en augmentant par broyage la surface accessible aux microorganismes (BERG *et al.*, 1980).

5.2.6. Glucides (tableau 4)

La méthode globale que nous avons utilisée ne permet pas le dosage intégral des composés glucidiques; on peut cependant considérer que les valeurs obtenues donnent une mesure relative des glucides totaux (GUCKERT, 1973). Les résultats portés sur le tableau 4 montrent que les glucides des feuilles disparaissent plus vite lorsqu'à l'intervention d'*Oniscus asellus* s'ajoute celle des microorganismes. Au cours du premier transit (fèces 1 jour), la quantité de glucides directement

Tableau 4. Dosage des glucides

	glucides hydrosolubles g/‰	glucides acidosolubles g/‰	glucides totaux g/‰
Feuilles initiales	68,2 ± 1,3	119,3 ± 2,1	187,5 ± 0,8
fèces (1 jour)	64,7 ± 1,7	118,6 ± 1,2	183,3 ± 1,0
variation %	−5,1	−0,6	−2,2
Feuilles incubées (1 mois)	66,0 ± 2,1	117,0 ± 2,3	183 ± 2,0
fèces (1 mois)	60,1 ± 3,4	111,4 ± 2,0	171,5 ± 2,6
variation %	−8,9	−4,8	−6,3

hydrosolubles (peu ou pas polymérisés) utilisée par les animaux on leur microflore intestinale est cinq fois supérieure à celle des polysaccharides (solubles après hydrolyse acide). Mais au cours des transits suivants (fèces 1 mois), la quantité de polysaccharides consommée est à peine inférieure à celle des sucres simples. *Oniscus asellus* utilise donc en priorité les monomères avant de s'attaquer aux polymères. Pour la dégradation de ces derniers, *Oniscus asellus* doit être tributaire de sa microflore associée car il ne semble pas avoir la possibilité de dépolymériser activement les polysaccharides. En effet, selon BECK & FRIEBE, 1981, *Oniscus asellus* est capable d'hydrolyser l'amidon mais pas les autres polyholosides. De son côté, HARTENSTEIN (1982) a bien observé une activité cellulasique chez les isopodes mais celle-ci est très limitée et bien inférieure à celle que l'on observe chez les mollusques et les oligochètes. D'une manière générale, MARCUZZI *et al.*, 1976 trouvent que les oligosaccharidases sont assez bien représentées chez les Isopodes, mais il n'en est

Tableau 5. Substances humiques solubilisées par une solution de $Na_2P_2O_7$, 10 H_2O (déduction faite des glucides extraits en même temps que les substances humiques)

Echantillons	Extrait total	Ac. fulviques	Ac. humiques	Ac. fulviques / Ac. humiques
Feuilles initiales	5901 ± 34	2521 ± 76	3380 ± 110	0,74
fèces (1 jour)	4901 ± 542	2089 ± 120	2812 ± 455	0,74
variation %	−16,9	−17,1	−16,8	
Feuilles incubées (1 mois)	7861 ± 143	3284 ± 71	4577 ± 214	0,71
fèces (1 mois)	3903 ± 283	1802 ± 118	2101 ± 246	0,85
variation %	−50,3	−45,1	−54,1	

Résultats exprimés en mg de C/100 g de matière sèche à 105 °C.

Tableau 6. Glucides et acides aminés associés aux substances humiques

Echantillons	Glucides associés aux substances humiques			
	Ac. fulviques	Ac. humiques	Σ	Dispersés Totaux
Feuilles initiales	25,8 ± 1,3	8,6 ± 0,5	34,4 ± 1,8	18,3
fèces (1 jour)	22,2 ± 1,0	8,1 ± 0,6	30,3 ± 1,6	16,5
variation %	−13,9	−5,8	−11,9	
Feuilles incubées (1 mois)	24,2 ± 1,2	10,7 ± 0,6	33,0 ± 1,4	18,0
fèces (1 mois)	15,2 ± 1,9	7,6 ± 0,9	22,8 ± 3,2	13,3
variation %	−37,2	−29,2	−30,9	

Echantillons	N α aminé associé aux substances humiques		
	Ac. fulviques	Ac. humiques	Σ
Feuilles initiales	7,26 ± 0,28	2,72 ± 0,38	9,98 ± 0,10
fèces (1 jour)			
variation %			
Feuilles incubées (1 mois)	7,86 ± 0,57	3,03 ± 0,50	10,89 ± 0,02
fèces (1 mois)	8,47 ± 0,86	3,42 ± 0,14	11,89 ± 0,69
variation %	+7,7	+12,9	+9,2

(g ‰ de substance séche á 105 °C).

pas de même des polysaccharidases. Dans ces conditions, l'activation de l'évolution des polymères glucidiques observée en présence d'*Oniscus asellus* serait surtout imputable aux microorganismes dont l'intervention est facilitée par les animaux qui broyent les feuilles mortes.

5.2.7. Substances solubles en milieu alcalin (tableau 5 et 6)

Ce sont essentiellement des polyphénols (acides fulviques, acides humiques) associés à des composés protidiques ou glucidiques. Lorsque les feuilles de chêne évoluent seules, le taux de substances humiques extractibles augmente au cours du temps (+33 % en un mois); mais après consommation par *Oniscus asellus*, on observe l'effet inverse: par rapport à l'état initial, la

Plusieurs processus peuvent être à l'origine des modifications observées. Tout d'abord, une partie des substances humiques peut être minéralisée par les microorganismes associés aux diminution est de 17 % pour les fèces 1 jour et de 34 % pour les fèces 1 mois. Striganova (1968) a observé la même évolution à partir de différentes espèces d'Oniscoïdes nourris d'écorce de tilleul. Cependant, selon cet auteur, la perte en substances humiques porte essentiellement sur les acides fulviques alors que, dans nos expériences, elle se répartit de manière sensiblement égale entre les acides fulviques et les acides humiques.

animaux. En effet, les produits bruns extraits des feuilles et des fèces correspondent à des acides fulviques et humiques «jeunes», donc encore très sensibles à la biodégradation (DUCHAUFOUR, 1972). Par ailleurs, il pourrait y avoir une insolubilisation progressive des substances humiques par condensation. Remarquons cependant que les causes favorisantes, telles qu'alternance d'humectation et de dessiccation, présence d'argile et de fer libre, sont inexistantes dans les conditions de l'expérience. Il est vrai qu'en dehors des facteurs physico-chimiques, certaines enzymes comme les peroxydases, très répandues chez les invertébrés, la catalase et les polyphénol-oxydases, peuvent jouer un grand rôle dans l'humification et la polycondensation des substances humiques (HARTENSTEIN, 1982). Mais l'activité de la catalase est très faible chez les Isopodes; la présence d'une activité peroxydasique a bien été signalée mais son importance reste à préciser (HARTENSTEIN, 1982). Dans ces conditions les phénomènes de condensation ne peuvent qu'être très limités. Il n'est donc pas surprenant que le rapport acides fulviques/acides humiques reste sensiblement constant au cours de l'expérience.

Les Oniscoïdes pourraient également intervenir en dégradant les composés humiques, mais cela semble peu probable dans la mesure où ils ne sont pas capables de décomposer les polyphénols (NEUHAUSER & HARTENSTEIN, 1978). Par contre, en utilisant les phénols simples, ils rendent impossible la condensation ultérieure de ces derniers en substances humiques. Une telle néoformation d'acides fulviques ou humiques à partir de monomères phénoliques peut notamment se produire spontanément au contact des solutions alcalines servant à leur extraction.

Par ailleurs, si l'on considère les acides aminés associés aux substances humiques (tableau 6), on s'aperçoit que la totalité de ces composés présents dans les feuilles ou les boulettes fécales (tableau 2) est dispersable en milieu alcalin. Le transit des débris végétaux dans le tube digestif d'*Oniscus asellus* ne semble donc pas avoir modifié l'état de liaison de ces substances. Mais il ne peut peut-être pas en être autrement dans un milieu privé d'argile, ce qui est rarement le cas dans la nature. Quant aux glucides solubilisés par les solutions alcalines, ce sont essentiellement des sucres simples et des hemicelluloses (WOROBEY & WEBSTER, 1981). Durant l'expérimentation, cette fraction diminue deux fois plus vite que le reste des glucides.

6. Discussion et conclusion

En accélérant les phénomènes de transformation des litières végétales qui s'accumulent en milieu forestier, les Oniscoïdes peuvent jouer un rôle important. Par un broyage très fin des débris végétaux (2 à 40 µm selon HARTENSTEIN, 1964), ils augmentent considérablement la surface d'attaque des microorganismes. L'action de ces derniers est d'autant plus facilitée que le broyage détruit la cuticule préservatrice des feuilles (WITKAMP & AUSMUS, 1976). Mais le rôle d'*Oniscus* ne se limite pas à l'amélioration des conditions d'intervention des microorganismes: la macrofaune par sa présence et son activité assure une production intense et continue de biomasse microbienne (HARGRAVE, 1976). En conséquence, la transformation biochimique des débris végétaux observée en présence d'*Oniscus asellus* est toujours liée à l'action conjuguée des animaux et des microorganismes qui leur sont associés.

Pour leurs besoins vitaux, ces invertébrés saprophages prélèvent préférentiellement aux débris végétaux leurs composés simples hydrosolubles parmi lesquels se trouvent des sucres, des acides aminés, des acides organiques et des phénols. Dans le milieu naturel, *Oniscus asellus* contribue ainsi à soustraire de telles substances au lessivage par les eaux de pluie et/ou à l'insolubilisation par polymérisation.

L'utilisation des polymères qui nécessite une hydrolyse préalable est souvent plus difficile. Lorsqu'ils ne possèdent pas les enzymes nécessaires à la dépolymérisation, les animaux deviennent tributaires des microorganismes qui colonisent leur tube digestif (INESON & ANDERSON, 1985). Ainsi pour attaquer les polysaccharides, *Oniscus asellus* ne semble disposer que d'une amylase et d'une cellulase peu active. Malgré cela, avec le concours de ses microorganismes associés, cet invertébré contribue nettement à accélérer la dégradation des polysaccharides des litières sous feuillus.

A côté de cela, les Isopodes disposent d'enzymes pour décomposer les protéines (PRUS, 1981), ce qui leur permet d'assimiler et de stocker les acides aminés. Mais grâce à une production intense

de biomasse microbienne dans l'environnement de la macrofaune, les synthèses protéiques des microorganismes arrivent à compenser largement les prélèvements des animaux. En conséquence, au cours du temps, la concentration en azote aminé des boulettes fécales augmente.

Enfin, il est important de préciser l'influence d'*Oniscus asellus* sur les processus d'humification. Les Oniscoïdes peuvent dégrader les monomères phénoliques mais n'auraient pas les enzymes nécessaires à l'attaque des polyphénols. Malgré cela, la concentration en acides fulviques et humiques des boulettes fécales est inférieure à celle des feuilles consommées. Si la macrofaune n'est pas directement en cause, les responsables de la décomposition des substances humiques, encore peu évoluées et instables, pourraient être les microorganismes associés, les monomères libérés contribuant à l'alimentation d'*Oniscus asellus*. A ce stade, on peut donc penser que l'intervention de la faune freine les processus d'humification. Mais si l'on considère les boulettes fécales abandonnées, où les résidus végétaux sont finement fragmentés, souvent enrichis en azote protéique et intimement mélangés à de la matière minérale, on voit que les conditions de milieu y sont tout à fait favorables à une bonne humification ultérieure. D'autre part, l'attaque initiale des composés humiques ne se produirait pas dans tous les milieux. Elle se produit en présence de résidus végétaux à rapport C/N élevé, comme les feuilles de chêne ; mais en présence de litières plus riches en azote, la concentration en humus des boulettes fécales est supérieure à celle des végétaux morts consommés (STRIGANOVA, 1968). Finalement, la concentration en substances humiques dans les excréments est déterminée par les caracteristiques de la nourriture elle-même et non pas par la nature des processus qui se produisent dans le tube digestif de l'animal (DUNGER, 1963). Dans ces conditions, il est bien difficile de considérer *Oniscus asellus* uniquement comme un simple fragmenteur puisqu'il peut avoir un impact immédiat ou à plus long terme sur l'humification.

7. Remerciements

Les auteurs remercient vivement Mme M. MAUPIN pour son assistance technique.

8. Résumé

Dans les forêts de chênes de l'Ouest de la France, la consommation de litière par les Oniscoïdes a été estimée à $210\,\mathrm{kg} \times \mathrm{ha}^{-1}$ et par an, dont 160 kg retournent au sol à l'état de boulettes fécales. L'analyse met en évidence des différences importantes entre la composition des feuilles et celle des boulettes fécales. Elles sont liées à l'assimilation des animaux et à l'intervention des microorganismes vivant dans leur tube digestif. Les substances simples hydrosolubles des résidus végétaux sont utilisées préférentiellement par *Oniscus asellus ;* mais les polymères sont aussi utilisés, probablement après hydrolyse sous l'influence des enzymes produites par les animaux et/ou les microorganismes. Ainsi, le taux de polysaccharides et de composés humiques des boulettes fécales est inférieur à celui des feuilles mortes. Il en est tout d'abord de même pour les protéines, mais à plus long terme leur biosynthèse (probablement microbienne) l'emporte sur leur biodégradation. En conséquence, le rapport C/N des fèces augmente avec le temps. Dans l'ensemble, l'humification des débris végétaux est directement contrecarrée par l'intervention d'*Oniscus asellus,* mais dans les boulettes fécales restituées au sol, les conditions nécessaires à une bonne humification sont réunies.

9. Bibliographie

BECK, L., & B. FRIEBE, 1981. Verwertung von Kohlenhydraten bei *Oniscus asellus* (Isopoda) und *Polydesmus angustus* (Diplopoda). Pedobiologia **21**, 19–29.

BERG, B., U. LOHM, H. LUNDKVIST & A. WIREN, 1980. Influence of soil animals on decomposition of Scots pine needle litter. Ecol. Bull. (Stockholm) **32**, 401–409.

COWLING, E., 1960. Methods for chemical analysis of decayed woods. Forest product labor. Madison n° 2177.

DOWDING, N., 1976. Allocation of ressources, nutrient uptake and release by decomposer organisms. *In:* J. M. ANDERSON & A. MACFADYEN (eds.), The role of terrestrial and aquatic organisms in Decomposition Processes. Blackwells, Oxford, 169–183.

VAN DER DRIFT, J., & M. WITKAMP, 1960. The significance of the break-down of oak litter by *Eniocyla pusilla* BURM. Archives Neerlandaises de zoologie. **13**, 486–492.

DUBOIS, M., K. GILLES, J. HAMILTON, P. REBERS, F. SMITH, 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem. **28**, 350–356.

DUCHAUFOUR, PH., 1972. Processus de formation des sols. Biochimie et géochimie. CRDP Nancy, Collection études et recherches, 184 pp.

– 1977. Pédologie. I: Pédogénèse et classification. Masson Ed.,477 pp.

DUNGER, W., 1963. Leistungsspezifität bei Streuzersetzern. *In:* Soil organisms, Elsevier ed., Amsterdam.

GUCKERT, A., 1973. Contribution à l'étude des polysaccharides dans les sols et leur rôle dans les mécanismes d'agrégation. Thèse Doctorat d'Etat. Nancy I, 138 pp.
HANLON, R., & J. ANDERSON, 1979. The effects of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. Oecologia **38**, 93–99.
– – 1980. Influence of macroarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. Soil Biol. and Biochem. **12**, 255–261.
HARGRAVE, B., 1976. The central role of invertebrate faeces in sediment. *In:* J. ANDERSON & A. MACFADYEN (eds.), The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Blackwell Scient. publ. Oxford, 301–321.
HARTENSTEIN, R., 1964. Feeding, digestion, glycogen and the environmental conditions of the digestive system in *Oniscus asellus*. Journ. Ins. Physiol. **10**, 611–621.
– 1982. Soil macroinvertebrates, aldehyde oxidase, catalase, cellulase and peroxidase. Soil Biol. Biochem. **14**, 387–391.
HASSALL, M., & S. P. RUSHTON, 1982. The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial Isopods. Oecologia (Berlin) **53**, 374–381.
HEATH, G., M. ARNOLD & C. EDWARDS, 1966. Studies in leaf litter breakdown 1. Breakdown rates among leaves of different species. Pedobiologia **6**, 1–12.
HOWARD, P., & D. HOWARD, 1974. Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter 1. Weight loss and chemical composition of decomposing litter. Oikos **25**, 341–352.
INESON, P., & J. M. ANDERSON, 1985. Aerobically isolated bacteria associated with the gut and faeces of the litter feeding macroarthropods *Oniscus asellus* and *Glomeris marginata*. Soil Biol. Biochem. **17**, 843–849.
JOSSE, N., & L. VAN VLIET, 1984. Iron, manganese and zinc inputs in soil and litter near a blast-furnace plant, and the effects on respiration of woodlices. Pedobiologia **26**, 249–255.
KURCHEVA, G., 1967. Influence des invertébrés du sol sur l'intensité de dégradation de la litière dans une forêt de chênes de la région de Koursk. Pedobiologia **7**, 2–3, 228–238.
LUTZ, H., & R. F. CHANDLER, 1964. Forest soils. John Wiley and sons, Inc. New York.
MAGNOUX, P., 1982. Étude de l'influence d'apports d'argiles sur la composition de la fraction lipidique d'un sol carencé. Doctorat de Spécialité. Poitiers, 115 pp.
MAISSIAT, J., 1978. Contribution à l'étude de la mue et du rôle de l'hormone de mue dans divers processus physiologiques: vitellogenèse, régénération chez les Crustacés Isopodes. Thèse d'Etat, Université de Poitiers, 455 pp.
MALONE, C., & D. REICHLE, 1973. Chemical manipulations of soil biota in a fescue meadow. Soil Biol. Biochem. **5**, 629–639.
MARCUZZI, G., & M. TURCHETTO LAFISCA, 1976. Digestive enzymes of transformers. Rivista Biol. **69** (1–2), 77–94.
MOCQUARD, J. P., P. JUCHAULT, P. JAMBU & E. FUSTEC, 1987. Essai d'évaluation du rle des Crustacés Oniscoïdes dans la transformation des litières dans les forêts feuillues de l'Ouest de la France. Rev. Ecol. Biol. Sol **24**, 311–327.
MOORE, S., & W. STEIN, 1954. A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino-acids and related compounds. Journ. Biol. chem. **211**, 907–913.
NEUHAUSER, E., & R. HARTENSTEIN, 1976. Degradation of phenol cinnamic and quinic acid in the terrestrial Crustacean, *Oniscus asellus*. Soil Biol. Biochem. **8**, 95–98.
– – 1978. Phenolic content and palatability of leaves and wood to soil isopods and diplopods. Pedobiologia **18**, 99–109.
NICHOLSON, P., K. BOCOCK & O. HEAL, 1966. Studies on the decomposition of the faecal pellets of a millipede (*Glomeris marginata* VILLERS). Journal of Ecology **54**, 755–766.
PRUS, T., 1981. Decomposition of leaf litter by *Asellus aquaticus* L. (Isopoda, Crustacea). Verh. Internat. Verein Limnol., Stuttgart **21**, 1584–1588.
REYES, V., & J. TIEDJE, 1976. Metabolism of ^{14}C labelled plant materials by woodlice (*Tracheoniscus rathkei* BRANDT) and soil microorganisms. Soil Biol. and Biochem. **8**, 2, 103–108.
STEFANIAK, O., & S. SENICZAK, 1976. The microflora of the alimentary canal of *Archipteria coleoptrata* (Acarina Oribatei). Pedobiologia **16**, 185–194.
STRIGANOVA, B., 1968. Study of the role of woodlice and earthworms in the humification of decomposing wood. Soviet Soil Science **8**, 1108–1112.
TOUTAIN, F., 1984. Biologie des sols. *In:* Livre Jubilaire du Cinquantenaire. A. F. E. S., 241–252.
VANDEL, A., 1960. Faune de France, 64, Isopodes terrestres (Première partie); 1962, idem, 66 (Deuxième partie). Ed. P. Lechevalier, Paris.
WIESER, W., & C. OBERHAUSER, 1984. Ammonia production and oxygen consumption during the life cycle of *Porcellio scaber* (Isopoda, Crustacea). Pedobiologia **26**, 415–419.
WITKAMP, M., & B. AUSMUS, 1976. Processes in decomposition and nutrient transfer in forest systems. In: J. ANDERSON & A. MACFADYEN (eds.), The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Blackwell Scient. publ. Oxford, 375–396.
WOROBEY, B. L., & G. R. BARRIE WEBSTER, 1981. Indigenous ^{13}C-NMR structural features of soil humic substances. Nature **292**, 526–529.

Synopsis: *Original scientific paper*

Jambu, P., P. Juchault et J. P. Mocquard, 1988. Étude expérimentale de la contribution du crustacé Isopode *Oniscus asellus* à la transformation des litières forestières sous chêne sessile
(Experimental study of the contribution of *Oniscus asellus* L., to the biotransformation of soil litter in the deciduous forest of *Quercus sessiliflora* of western France.) Pedobiologia **32**, 147–156.

In the oak forests of western France, the grazing of soil litter by oniscoids was estimated at 210 kg ha^{-1} a^{-1}, from which 160 kg returned to the soil as faecal pellets. The litter of dead leaves grazed by detrivorous animals was finely ground and closely mixed with soil mineral matter. Large differences could be noticed between leaves and faeces, which are related to assimilation by saprophagic animals, and also to microbes living in oniscoids. The simple water-soluble compounds of plant remains were preferentially taken by woodlice; but polymers were also assimilated, probably after hydrolysis by animals and/or microorganisms. The amount of polysaccharides and of humic substances in faecal pellets was lower than that of dead leaves. On first consumption this process is the same for proteins but on second consumption, their microbial biosynthesis was higher than their biodegration. Consequently, the C/N ratio of faeces increased. On the whole, humification of plant remains is directly counteracted by the intervention of Oniscoids, but because faecal pellets are returned to the soil, the conditions for good humification are present.
Key-words: *Oniscus asellus*, leaf litter, faecal pellets, decomposition, humification.

Address of the authors: Dr. P. Jambú (corresponding author), Laboratoire de Pèdologie, et Dr. P. Juchault & Dr. J. P. Mocquard, Laboratoire de Biologie Animale de l'Université de Poitiers, 40, Avenue du Recteur Pineau, Poitiers CEDEX, F - 86022, France.